ÜBER
GERUCHSORGANE BEI DECAPODEN KREBSEN
AUS DER GRUPPE DER GALATHEIDEN

INAUGURAL-DISSERTATION
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
(II. SEKTION)
DER KÖNIGL. BAYER. LUDWIG-
MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT

EINGEREICHT AM 20. JUNI 1910

ACAD.
LIBRARIAT.
MBL.

VON

KURT MARCUS
AUS HAMBURG

LEIPZIG
WILHELM ENGELMANN
1910

Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissensch. Zoologie« XCVII. Bd. 3. Heft.

Einleitung.

In seinem Brachyurenwerk aus den »Ergebnissen der Deutschen Tiefseeexpedition« (04) behandelte Doflein als erster die Geruchsorgane einer Gruppe von Decapoden im Zusammenhang, nachdem dies vorher nur bei niederen Crustaceen ausgeführt worden war, und über Podophthalmen nur wenige Einzeluntersuchungen vorlagen.

Einige Fragen, die Dofleins Untersuchungen noch offen ließen, und unsre mangelnden Kenntnisse über die Geruchsorgane der gesamten Macruren und Anomuren, ließen es wünschenswert erscheinen, an einer Gruppe dieser Crustaceen das Geruchsorgan zu untersuchen. Als solche wählte ich, da mir davon genügend Material zur Verfügung gestellt werden konnte, die Familie der Galatheiden. War es mir auch leider nicht möglich, eine sehr große Anzahl von Arten zu untersuchen, so hoffe ich doch, über die verschiedenen Bautypen von Geruchsorganen einen allgemeinen Überblick erhalten zu haben. Anschließend an diese anatomischen und histologischen Untersuchungen habe ich versucht, mir Vorstellungen über den Zusammenhang zwischen der geringeren oder größeren Kompliziertheit dieses Sinnesorgans und der gesamten Lebensweise der untersuchten Formen zu bilden.

Für die Anregung zu dieser Arbeit und die ständige Hilfe und viele wertvolle Ratschläge bin ich Herrn Prof. Doflein zu großem Danke verpflichtet. Ferner ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Dr. Julius Schaxel-Villefranche meinen Dank dafür abzustatten, daß er mich mit vorzüglich fixiertem Material für die histologischen Untersuchungen versorgte.

Historisches.

1883 konnte KRAEPELIN in einer ausgezeichneten kritisch-historischen Abhandlung die vielumstrittene Frage über die »blassen Kolben und Haare an den inneren Antennen« der Crustaceen dahin entscheiden, daß sie dem Geruch dienten. Damals kannte man jedoch nur den feineren Bau des Geruchsorgans bei den leichter zu untersuchenden niederen Krebsen und den Edriophthalmen, worauf erst in den neunziger Jahren sich unsre Kenntnis allmählich auf die Podophthalmen ausdehnte. So untersuchte MAY (87) *Carcinus maenas, Palaemon squilla* und *Mysis flexuosa*. VOM RATH (91, 92, 94) machte uns hauptsächlich mit den Verhältnissen beim Flußkrebs genau bekannt. Auf die Untersuchungen von MILNE-EDWARDS und BOUVIER (94), die rein morphologisch-systematischer Natur waren, habe ich an andrer Stelle noch einzugehen. NAGEL (96) untersuchte eine Anzahl von Crustaceen experimentell-physiologisch, berücksichtigte aber die höheren Krebse nur wenig. Eine Arbeit, die mit den Mitteln der modernen Technik ausgeführt wurde, ist die von KOTTE (02) über *Plesionika*, deren Geruchsorgan eine interessante Variante zu dem von mir untersuchten der Galatheiden darstellt. Endlich ist das DOFLEINsche Werk (04) von größter Wichtigkeit für vorliegende Arbeit, da meine Untersuchungen ihr ständig parallel laufen und ich vielerorts Gelegenheit haben werde, auf sie zu verweisen.

Material und Methoden.

Das sehr wertvolle Material zu meinen Untersuchungen stammt zum größten Teil von der Deutschen Tiefseeexpedition, zum Teil auch von der Japanreise Prof. DOFLEINS. Einzelne Tiere wurden der Sammlung des Münchener Museums entnommen.

Die Objekte waren sämtlich in starkem Alkohol fixiert worden, welcher die Lagerung der Gewebe und deren Natur vorzüglich erhalten hatte. Ich untersuchte und zeichnete zuerst die Antenne als Ganzes; dann wurde mit Boraxkarmin gefärbt, in Nelkenöl aufgehellt und von dem so erhaltenen Präparat sofort eine Skizze entworfen. Danach wurde die Antenne geschnitten. In allen neueren Arbeiten klagen die Autoren über die Schwierigkeiten, die ihnen das Chitin beim Schneiden bereitet habe. Ein vorzügliches Mittel zum Erweichen desselben ist die schon von DOFLEIN bei seinen Untersuchungen angewandte PERENYIsche Flüssigkeit, die sich auch bei mir ausgezeichnet

bewährte. Eine Einwirkungsdauer von 2—3 Stunden genügte, um selbst Schnitte von 5 μ möglich zu machen. Dabei zeigten die Gewebe nie auch nur die geringste Veränderung.

Für die feineren histologischen Untersuchungen konnte ich leider kein Galatheidenmaterial verwenden, da das vorhandene für solche Zwecke in seiner Erhaltung nicht genügte. Einige Exemplare waren zwar auf der Valdivia-Expedition eigens für solche Untersuchungen in Sublimat fixiert worden, doch erwiesen sie sich leider als nicht brauchbar, standen sogar zum Teil hinter dem Alkoholmaterial zurück.

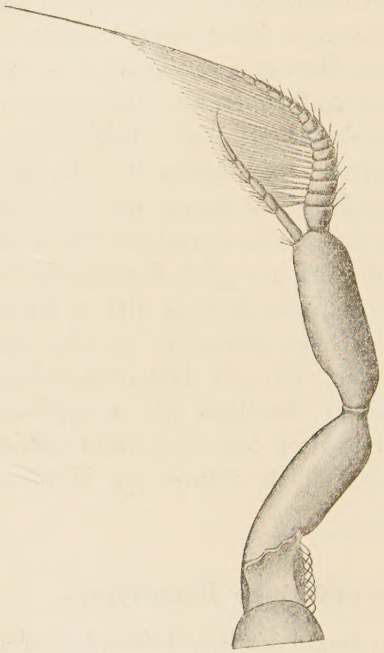
Durch den Vergleich der cellulären Elemente von besonders gut erhaltenen Galatheidenexemplaren mit einigen Brachyuren, kam ich — auch gestützt auf die Untersuchungen Dofleins an Krabben — zu der Überzeugung, daß der histologische Aufbau der Geruchsorgane bei allen Decapoden im wesentlichen übereinstimmend sei. Infolgedessen verwandte ich zum Studium der feineren Einzelheiten des Geruchsapparates zwei Krabben: *Stenorhynchus phalangium* und *Inachus scorpio* aus der Gruppe der Oxyrhynchen. Diese erhielt ich durch die Güte des Herrn Dr. Schaxel, der sie zum Teil in starker Flemmingscher Flüssigkeit, zum Teil in Sublimat + 5%igem Eisessig fixiert hatte. Die aus dem Sublimat-Eisessig stammenden Exemplare wurden der Vergoldung nach Apáthy unterworfen und mit Delafieldschem Hämatoxylin nachgefärbt. So unsichere Resultate die Vergoldung bekanntermaßen liefert, war der Erfolg doch zum Teil recht befriedigend. Die in Flemming fixierten Exemplare wurden mit Heidenhainschem Hämatoxylin nachgefärbt.

Der Bau der Geruchsorgane und seine Haupttypen.

Bevor ich an eine Schilderung des Baues der Galatheiden-Geruchsorgane gehe, muß ich mich gegen einen Vorwurf verwahren, den man mir vielleicht machen könnte. Es ist in neuerer Zeit verschiedentlich darauf hingewiesen worden [vom Rath (94), Nagel (96), Kotte (02)], daß ein Vorgang analog dem Riechen der Landtiere bei Wassertieren unmöglich sei; hier könne das Organ, das man früher als Geruchsorgan bezeichnet habe, nur analog dem Geschmacksorgan der Landtiere wirken. Konsequenterweise wenden daher diese Autoren nur den Namen Geschmacksorgan an. Nur vom Rath stellt den Gebrauch dieses oder jenes Namens in das Belieben des Autors. Daß ich trotzdem vom Riechen spreche, hat seine Ursache darin, daß es sich um ein für besondere Zwecke differenziertes »chemoreceptorisches« Sinnesorgan

handelt. Da außerdem nach Resultaten von Experimenten Nagels (96) an den Mundgliedmaßen und in der Mundhöhle besondere Schmeckorgane vorhanden sein müssen, muß man einen Unterschied zwischen dem in den inneren Antennen untergebrachten »Fernschmeckapparat« und diesem »Nahschmeckapparat« machen. So folge ich dem Beispiel Dofleins und spreche von Geruchsorganen, mit dem Vorbehalt, daß sie analog Geschmacksorganen wirken.

Die wesentlichen Bestandteile des Geruchsorgans sind die Riechhaare, die Terminalnerven, die Riechspindeln und der Geruchsnerv (s. Taf. XXV, Fig. 1). Die innere Antenne, die diesen ganzen Apparat beherbergt, besteht — wenigstens bei den Galatheiden — aus drei Gliedern, an deren Ende zwei Geißeln sitzen (s. Textfig. 1). Die längere Außengeißel trägt auf ihrer Innenseite die Riechhaare; von diesen führen die Terminalnerven zu den Riechspindeln, Ansammlungen von Sinneszellen. Die Spindeln können zu einer größeren Masse zusammengelagert sein, die Doflein Lobus osphradicus genannt hat. Aus den Spindeln sammeln sich die einzelnen Nervenfäden und vereinigen sich zum Geruchsnerv, der durch die Antenne zum Centralorgan zieht.



Textfig. 1.
Innere Antenne von *Uroptychus nitidus*.

Doflein (04) unterscheidet nach Lage und Anordnung der Riechspindeln drei Typen von Geruchsorganen.

»Bei dem ersten Typus sind die Riechspindeln in einfachen Reihen angeordnet, ähnlich dem schon von vom Rath geschilderten Verhalten beim Flußkrebs. Jede Riechpapille sitzt unmittelbar unter dem Riechhaar, zu welchem sie gehört. Die aus den Papillen (proximal) austretenden Nervenfäden vereinigen sich zu einem kräftigen Nervenstrang, dem jeder einzelne Bestandteil unmittelbar hinter der zugehörigen Papille zufließt.«

Beim zweiten Typus befinden sich die Geruchsspindeln zum

größten Teil nicht mehr in der Außengeißel, sondern sind in das dritte Stielglied gerückt, wo sie den Lobus osphradicus bilden.

Beim dritten Typus endlich »liegen sämtliche Riechspindeln in dem dritten Stielglied der Antenne«. »Die einzelnen Riechspindeln sind so dicht zusammengedrängt, daß man meist ihre Grenzen nicht mehr erkennt«, und der Lobus »eine mehr oder weniger einheitliche Masse bildet«.

Bei den von mir untersuchten Formen der Galatheiden fehlt der erste und einfachste Typus ganz, dagegen kommen der zweite und dritte etwa in gleicher Anzahl vor. Dabei ist jedoch allein die Größe der Außengeißel maßgebend. Bei einer gleichen Anzahl von Riechspindeln würde in einer Antenne mit großer Außengeißel der Typus II, mit kleiner Außengeißel der Typus III entstehen.

Um die Schilderung des Baues der Geruchsorgane übersichtlich zu gestalten, habe ich sie in drei Gruppen geteilt, die sowohl in den morphologischen und anatomischen Verhältnissen, als auch speziell in der Ausgestaltung des Schutzapparates vom Einfacheren zum Komplizierteren aufsteigen. Ich habe sie nach den typischen Vertretern genannt: 1) der *Uroptychus*-Typus, 2) der *Munida*-Typus, 3) der *Petrolisthes*-Typus.

Ich beginne mit der Schilderung des einfachsten von diesen dreien, des *Uroptychus*-Typus.

I. Der Uroptychustypus.

a. Der äußere Habitus.

Die innere Antenne der hierher gehörenden Formen ist sehr schlank gebaut. Das erste und das zweite Glied ist klein; jenes ist nur selten mit kleinen Stacheln versehen. Dagegen ist das dritte Glied bedeutend länger. Die Geißeln zeigen eine wechselnde Zahl von Gliedern, welche bei der Außengeißel mit Ausnahme der letzten, mit je zwei Reihen von Riechhaaren versehen sind, während die Innengeißel nur vereinzelte Tasthaare trägt. Auch die Spitzen der Geißeln laufen in oft sehr lange Tastborsten aus. Irgendwelche besondere Furchungen oder Skulpturen des Chitins sind meist nicht vorhanden.

b. Die anatomischen Verhältnisse.

Wie früher schon erwähnt, wird die mehr oder weniger starke Ausbildung eines Lobus osphradicus bedingt durch die Raumverhältnisse innerhalb der Antenne. Abgesehen von den zum Geruchsapparat gehörenden Nerven usw., sind in der Antenne noch von wesentlicher

Bedeutung die sie bewegenden Muskeln und die Statocyste. Diese nimmt den größten Teil des Raumes im Basalglied ein, das außerdem noch von Muskeln erfüllt ist. Es läßt sich eine große Gleichförmigkeit in der Anordnung der Muskeln in der Antennula sämtlicher Galatheiden beobachten (s. z. B. Taf. XXV, Fig. 3, 5, 11). Im Basalglied sind zwei Muskelzüge vorhanden, die einerseits an der Wandung dieses Gliedes, anderseits am proximalen Ende des zweiten Gliedes ansetzen, und so dieses beugen und strecken können. Im zweiten Glied liegt ein meist ziemlich starker Muskel, der das dritte Glied an einer Art Chitinstift, den dieses in das Lumen des zweiten Gliedes hineinsendet, bewegt, bzw. heranzieht. Die Streckung des dritten Gliedes scheint durch ein elastisches Band zu geschehen, welches sich in vielen Fällen findet, aber doch nicht immer feststellen läßt; manchmal ist es auch durch einen schwachen Muskel ersetzt. Endlich findet sich im dritten Glied noch ein ziemlich starker Muskel, der mit seinem peripheren Ende an der Innenseite der Außengeißel ansetzt Selten findet sich ein entsprechendes Muskelchen zur Bewegung der Innengeißel (s. Taf. XXV, Fig. 7). Auffallend ist — wie auch Kotte (02) betont —, daß sich innerhalb der Geißeln nicht die geringste Spur von Muskelfasern nachweisen läßt.

Der Geruchsnerv tritt, manchmal noch mit dem Statocystennerv vereinigt, in das Basalglied der inneren Antenne ein (s. Taf. XXV, Fig. 5, 7, 10), durchzieht dieses und das zweite Glied in einem Bündel von gleichförmiger Dicke, von Neurilemmzellen eingehüllt. Auf allen Präparaten erkennt man die Neurilemmzellen an ihren stark färbbaren und sehr in die Länge gestreckten Kernen, die mit keinen andern vorkommenden Kernformen verwechselt werden können.

Erst im dritten Glied beginnt das Nervenbündel sich aufzuspalten, und zwar wird zuerst ein Nervenast — ein Tastnerv — für die Innengeißel abgegeben. Dann spaltet sich der Rest, der eigentliche Riechnerv, völlig auf und tritt in einzelnen Fäden in den Lobus osphradicus ein (s. Taf. XXV, Fig. 1). Dieser besteht aus der Gesamtzahl der Riechspindeln, und zwar führt jeder einzelne Nervenfaden zu einer Spindel. Diese Ansammlung nervöser Bestandteile wurde von früheren Beobachtern als Ganglion gedeutet, da man sich über die Struktur der einzelnen Teile nicht im klaren war. Vom Rath (94) gebührt das Verdienst, darauf hingewiesen zu haben, daß sämtliche in den Spindeln enthaltenen Zellen nur Sinneszellen mit einem proximalen und einem distalen Nervenfortsatz sind. Jeder Nervenfaden, der in eine Spindel eintritt, verästelt sich in die Nervenfibrillen, von denen jede in eine

Sinneszelle eintritt und sie an dem distalen Pol wieder verläßt. Die Fasern vereinigen sich wieder zu den Terminalnerven, die getrennt voneinander verlaufen und bis zu ihrem Eintritt in das zugehörige Riechhaar mit Neurilemmzellen bekleidet sind, worauf der nackte Terminalstrang das Haar bis zu seiner Spitze durchzieht.

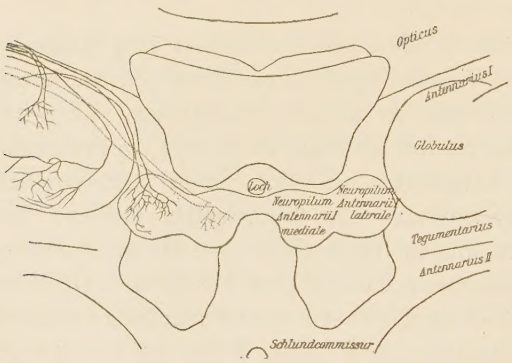
Kotte (02) beschreibt für *Plesionika* diese Verhältnisse zum Teil anders. Dort soll der Terminalnerv nicht von einer bindegewebigen Hülle umschlossen sein, vielmehr soll an dieser Stelle jede Nervenfaser noch eine zweite eingeschaltete Zelle tragen. Demnach passiert jede Nervenfaser zwei Zellen: eine mehr peripher gelegene »Sinneszelle« und eine mehr central gelegene »Ganglienzelle«. vom Rath (94) fand auf den Terminalnerven, »wenn die Gruppen der Sinneszellen in größerer Zahl nebeneinander liegen und eine Strecke weit von der Hypodermis und den Sinneshaaren entfernt sind, längliche, dunkel tingierte Kerne, welche langgestreckten Hypodermiszellen angehören. Diese letzteren Zellen haben einige Autoren zu der unrichtigen Auffassung von zwei hintereinander liegenden Gruppen von Ganglienzellen verführt; in Wirklichkeit findet man stets nur eine Gruppe von Sinneszellen, und die zwischen dieser Gruppe und dem Sinneshaar gelegenen Zellen sind nichts andres als gewöhnliche Hypodermiszellen (Stützzellen)«.

Kotte scheint, obgleich er diese wichtige Arbeit vom Raths im Literaturverzeichnis anführt, diese Bemerkung übersehen zu haben, jedenfalls versäumt er, sich mit ihr auseinanderzusetzen. Vergleicht man die Abbildung 2 vom Raths mit der Figur 31 Kottes, so wird einem wohl kein Zweifel über die Identität von Kottes Sinnes- bzw. Ganglienzellen mit vom Raths Hypodermis- bzw. Sinneszellen bleiben. Das allein würde aber nicht zugunsten der Ansicht vom Raths sprechen.

Die Kerne der »Sinneszellen« Kottes sind bei meinen Objekten von ganz andrer Gestalt, als er sie zeichnet; sie sind sehr lang gestreckt, stark färbbar und unterscheiden sich in keiner Weise von den Kernen der Neurilemmbekleidung andrer Nerven. Dagegen haben meine »Sinneszellen« absolut das Aussehen von Kottes »Ganglienzellen«. Wenn nach seiner Ansicht in den Verlauf jeder Nervenfaser je eine Sinneszelle und eine Ganglienzelle eingeschaltet sein sollen, so müßte sich bei einer Zählung genau die gleiche Zahl beider Kernarten feststellen lassen. Leider hat Kotte an seinem Objekt diese Probe nicht gemacht. Bei meinen Präparaten fand ich, besonders bei kurzen Terminalnerven, stets eine bedeutend größere Zahl von Sinneszellen gegenüber den Neurilemmzellen.

Es läßt sich endlich noch ein andrer Grund gegen die Behauptung Kottes ins Feld führen. Nach unsrer bisherigen Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen enthält jede Nervenfaser nur eine Zelle: entweder liegt sie peripher an oder in der Nähe der Körperoberfläche und entsendet einen sensiblen Fortsatz zum Centralorgan, wo er sich verästelt, oder sie liegt als Ganglienzelle im Centralnervensystem und entsendet einen motorischen Fortsatz an die Muskeln. Eine Ausnahme machen nur die Sehnerven, die das Ganglion opticum zu passieren haben. In jedem Fall hat man bisher immer nur eine Zelle im Nervenverlauf beobachtet, so daß die Angabe Kottes ein völliges Unikum darstellen würde, was sie sehr unwahrscheinlich erscheinen läßt.

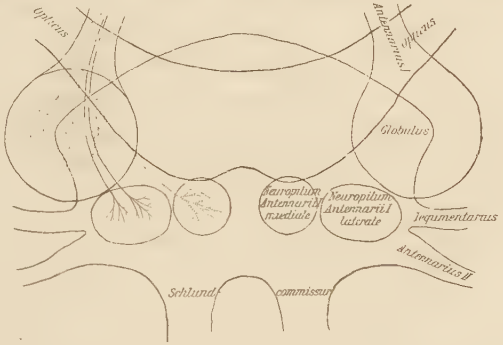
Doflein weist, wie mir scheint mit großem Recht, auf die Analogie zwischen Geruchsorgan und Auge bei den Crustaceen hin. Er hebt hervor, daß der Lobus osphradicus der Gesamtretina des Auges nicht etwa dem Ganglion opticum entspreche. Die Frage, ob im Gehirn »dem Geruchsorgan eine komplizierte Bildung entspricht« läßt Doflein offen. Ich habe versucht, mir an *Stenorhynchus* darüber ein Urteil zu bilden. Wie nicht anders zu erwarten war, hat dessen Gehirn große Ähnlichkeit mit dem von Bethe (95, 97, 98) so vorzüglich untersuchten Centralnervensystem von *Carcinus maenas*. Da ich hier nur einen Auszug aus den Bethe'schen Arbeiten geben könnte, verweise ich auf die Originale. Ich will nur ganz kurz auf das Geruchscentrum eingehen und auf einen Unterschied zwischen Bethes und meinen Befunden hinweisen. Nach Bethe besteht der Antennarius primus (wie er das von der ersten Antenne kommende Nervenbündel nennt) zum größten Teil aus den von der Statocyste kommenden Nervenfasern, und nur ein kleiner Teil stammt von den peripheren Sinnesorganen der Antennula (s. Textfig. 2). Bei *Stenorhynchus phalangium* fand ich die Verhältnisse gerade umgekehrt. Die Hauptmasse des Antennarius primus wird von den Geruchsnerven gebildet, während der Statocystennerv stets erst nach langem Suchen zu finden ist.



Textfig. 2.

Schema des Gehirns von *Carcinus maenas* (nach Bethe). Riechnerven punktiert, Statocystennerven ausgezogen.

Dadurch findet auch eine Änderung der Centren im Gehirn statt. Nach Bethe sollen die von der Statocyste kommenden Fasern in den Globulus und das Neuropilum antennarii primi laterale gehen, während die Geruchsnerven zum Neuropilum antennarii primi mediale ziehen. Ich sah dagegen die vom Geruchsorgan kommenden Nervenfasern in den Globulus, sowie einige auch in das Neuropilum antennarii primi mediale eintreten, während der Rest, der Statocystennerv, zum Neuropilum antennarii primi laterale geht (s. Textfig. 3).



Textfig. 3.

Schema des Gehirns von *Stenorhynchus phalangium*. Nervenverlauf schematisch. Riechnerven punktiert, Statocystennerven ausgezogen.

Es ist nicht nötig, aus diesen abweichenden Befunden einen Widerspruch zu Bethes Darstellung zu konstruieren. *Carcinus maenas* ist bekanntlich ein Tier, welches an der Ebbe- und Flutgrenze lebt und starken Strömungen und lebhaftem Wellenschlag ausgesetzt ist. Es ist klar, daß für ein Tier mit solcher Lebensweise eine sehr gut ausgebildete Statocyste von ganz andrer Bedeutung ist, als für *Stenorhynchus phalangium*, der träg und wenig beweglich in geringen Tiefen auf den Algen des Meeresbodens lebt, wo ihm die Wellenbewegung nicht viel anhaben kann. Daß einem stärker ausgebildeten Sinnesorgan ein starker Nerv und ein größeres Centrum im Gehirn entspricht, braucht nicht weiter wunder zu nehmen. Immerhin ist es von großem Interesse, feststellen zu können, daß der Globulus in seiner Beziehung zum peripheren Nervensystem, selbst innerhalb der gleichen Unterordnung der Brachyuren, einen völligen Wechsel durchmacht, indem er in dem einen Fall (*Carcinus*) den Nerven der Statocyste, in dem andern Fall (*Stenorhynchus*) den Geruchsnerven als Centrum dient.

Die Riechhaare sind schon so oft geschildert worden, daß ich mich hier ganz kurz fassen kann. Es sind zartwandige Chitinschläuche, die, wohl um leichter beweglich zu sein, in ihrem distalen Teil gegliedert sind. Irgendwelche Versteifungseinrichtungen, wie sie vielfach sonst im proximalen Teil der Riechhaare vorkommen, konnte ich bei den Galatheiden nie beobachten. Ein spezielles Augenmerk habe ich der seit jeher strittigen Frage zugewandt, ob die Riechhaare an ihrem Ende

geöffnet oder geschlossen sind. Eine Reihe von Autoren (z. B. Leydig, Rougemont, Kraepelin) sprechen sich für eine Öffnung, andre (wie Claus, Nagel, Kotte, Doflein) dagegen aus, während dritte (wie z. B. vom Rath) beides für möglich halten. Ich fand bei sämtlichen von mir untersuchten Formen die Haare immer geschlossen, und ich schließe mich der Ansicht von Claus an, der meint, daß eine Öffnung der Haare immer auf eine nachträgliche Beschädigung zurückzuführen sei.

Über den Inhalt der Haare gehen die Angaben weit auseinander. Nur in der Schilderung des Nervenverlaufes innerhalb des Haares stimmen die neueren Autoren ziemlich überein. Der von der Riechspindel kommende Terminalnerv verliert beim Eintritt in das Haar seine Neurilemmbekleidung. In kurzer Entfernung vom proximalen Haarende beobachtete ich, wie auch Doflein bei seinen Brachyuren, im Nerven »eine Stelle, wo die Fasern aufgelockert sind und sich durcheinanderflechten«. Ebensowenig wie diesem Autor, ist es mir möglich gewesen, mir irgend eine Vorstellung über die Bedeutung dieser Verflechtung zu machen. Danach zieht der Terminalstrang, allmählich schwächer werdend, bis zur Spitze des Haares.

Außer dem Nerven beschreiben einige Autoren noch andre Gebilde als Inhalt des Haares. So fand Kotte (02) »zahlreiche, kleine, längliche, dunkel tingierte Kerne«, die »der Matrix des Haares angehören«. Außer ihm hat jedoch kein Autor diese Kerne gesehen, und es ist wenig wahrscheinlich, daß sein Untersuchungsobjekt, *Plesionika*, in dieser Hinsicht so bedeutend von allen übrigen Decapoden abweichen sollte. Es wäre ein solches Verhalten nach den Angaben von Hensen (63) und May (87) über den Haarwechsel bei Crustaceen ganz unmöglich. Nach diesen zwei Autoren liegt vor der Häutung das neue Haar schon ganz fertig, nur doppelt eingestülpt wie ein Handschuhfinger, im Innern der Antenne, umgeben von den Haarbildungszellen (Hensen, Abbildung 43 *A*). Wird nun dies neue Haar bei der Häutung zu seiner vollen Länge ausgezogen, so löst es sich von den Bildungszellen ab, die im Innern der Antenne liegen bleiben. Demnach wäre auch die Angabe von Claus (79) unhaltbar, nach welcher Ausläufer von Matrixzellen in das Haar eintreten sollen.

Beobachtete ich also nie Matrixzellen im Haar, so habe ich doch außer den Nervenfasern ab und zu einen Kern der Neurilemmzellen im proximalen Teil eines Haares gefunden. Da ich dies nur auf Schnitten beobachtete, könnten möglicherweise die Kerne durch die Schneide des Messers in das Haar hineingedrückt worden sein; anderseits wäre

es auch nicht weiter verwunderlich, wenn sich die Neurilemmbekleidung der Nerven noch ein Stück weit in das Haar hinein fortsetzte.

Der Zwischenraum zwischen den Nervenfasern und der Chitinwandung des Haares ist durch eine bei konservierten Exemplaren fein granulierte Masse ausgefüllt, die nach May (87) beim lebenden Tier flüssig sein und erst bei der Fixierung gerinnen soll.

Beschreibung des Baues einiger zum Uroptychustypus gehöriger Formen.

Uroptychus nitidus A. Milne-Edwards.

(Textfig. 1, Taf. XXV, Fig. 2.)

Die Antenne ist sehr schlank gebaut, und speziell die Außengeißel ist sehr schlank und lang. Sie besteht aus 16 Gliedern, von denen das zweite bis zwölfte je zwei Reihen von Riechhaaren tragen, die letzten vier nur Tasthaare. Basalglied unbehaart. Im ganzen 60 Riechhaare mit 1,5 mm Durchschnittslänge bei 16 μ Dicke. Letztes Geißelglied in lange Tastborste auslaufend, jedes Glied auf Außenseite mit kurzem Tasthärchen. Innengeißel lang und schlank, aus fünf gestreckten Gliedern bestehend, mit wenigen kurzen Tasthaaren.

Da Außengeißel im Verhältnis zu den Antennalgliedern relativ groß, in ihr Platz für viele Riechspindeln; daher kleiner Lobus osphradicus im dritten Glied. Nervenverlauf wie in der Typenschilderung beschrieben. Im dritten Glied Spaltung des Nerven: ein Teil für Innengeißel, der andre tritt, sich aufsplitternd, in den Lobus ein. Terminalnerven sehr kurz.

Uroptychus gracilimanus Henderson.

(Textfig. 4; Taf. XXV, Fig. 3.)

Antenne kurz, Außengeißel lang, bestehend aus 21 Gliedern. Basalglied haarlos, 2.—10. Glied mit je zwei, 10.—15. mit je einer Reihe von Riechhaaren, 16.—21. mit wenigen Tastborsten. Zahl der Riechhaare etwa 100. Länge im Verhältnis zur Größe des Tieres sehr groß: 2 mm; durchschnittliche Dicke 19 μ. Innengeißel ebenfalls sehr schlank, bestehend aus sechs langgestreckten Gliedern mit je einer kurzen Tastborste.

Lobus osphradicus sehr groß, fast das ganze dritte Glied einnehmend, doch — wie auch die Spindeln — stark von Bindegewebe durchsetzt. Terminalnerven sehr lang, den ganzen Raum der Außengeißel einnehmend.

Ptychogaster investigatoris Alcock.

(Textfig. 5; Taf. XXV, Fig. 4.)

Antennalglieder sehr schlank, das dritte sehr in die Länge gestreckt. Basalglied mit zwei kurzen Stacheln. Außengeißel relativ plump mit 16 Gliedern. Basalglied haarlos, 2.—11. mit je zwei, 12.

Textfig. 4.

Innere Antenne von *Uroptychus gracilimanus.*

Textfig. 5.

Antenne von *Ptychogaster investigatoris.*

bis 16. mit je einer Reihe von Riechhaaren. Gesamtzahl der Haare etwa 100, Länge 1 mm, Dicke 10 μ. Innengeißel aus vier langen Gliedern bestehend, mit kurzen Tastborsten. Einzelne Tasthaare auf der ganzen Antenne verteilt.

Ziemlich viele Spindeln in der Außengeißel, daher Lobus ziemlich klein. Nerv für die Innengeißel in der Mitte des dritten Gliedes vom Hauptnerven abzweigend. Terminalnerven sehr kurz.

II. Der Munidatypus.

In der Schilderung dieses und des *Petrolisthes*-Typus kann ich mich wesentlich kürzer fassen, da der gesamte nervöse Apparat demjenigen des *Uroptychus*-Typus sehr ähnelt. Eine Komplikation tritt hier infolge des durch die Lebensweise bedingten höheren Schutzbedürfnisses des Geruchsorgans ein. Dieses äußert sich sowohl in der äußeren Gestalt der Antennula, also auch in ihrem inneren Aufbau.

a. Der äußere Habitus.

Der *Munida*-Typus der inneren Antenne unterscheidet sich sofort vom *Uroptychus*-Typus durch die mächtige Ausbildung des Basalgliedes. Es ist sehr dick und breit, und stets mit mächtigen Stacheln, meist zwei an der Zahl, versehen, zwischen die das dritte Glied mit seinen Geißeln — wenigstens bei den der Gattung *Munida* nahestehenden Formen — eingeklappt werden kann (s. Textfig. 6—8). Stets findet man auf dem Basalglied auch kleinere oder größere Gruppen von mehr oder minder langen Tasthaaren. Das zweite Glied ist cylindrisch, das dritte gegen das distale Ende hin keulig verdickt. Bei der Außengeißel sind die proximalen Glieder von relativ großem Durchmesser und flach, umgekehrt ist es bei den distalen Gliedern, die mehr Stäbchenform besitzen. Die Riechhaare stehen nur auf den scheibenförmigen Gliedern, während die Endglieder meist nur einzelne Tasthaare tragen. Die Innengeißel ist gegenüber der Außengeißel kurz und dünn, und spärlich mit kurzen Tasthaaren besetzt.

Textfig. 6.
Antenne von *Munida subrugosa* ♂.

Im Vergleich mit dem *Uroptychus*-Typus fällt auf, daß auf dem dritten Antennalglied, rings um die Außengeißel herum, ein Kranz starrer Borsten steht. Nach Doflein's Vorgang nenne ich diese Borsten in ihrer Gesamtheit Stachelkörbchen, obgleich dieser Name nach später noch zu gebenden Ausführungen eigentlich nicht genau ist.

b. Das anatomische Verhalten.

Im ganzen sind die anatomischen Verhältnisse ähnlich wie beim *Uroptychus*-Typus. Doch sind alle im Basalglied gelegenen Teile bedeutend mächtiger entwickelt. So nimmt die Statocyste und die starken,

zur Bewegung des zweiten Gliedes dienenden Muskeln den größten Teil des vergrößerten Basalgliedes ein (s. Taf. XXV, Fig. 5, 10). Auch die übrigen Muskeln sind wesentlich stärker entwickelt, was mit der größeren Massigkeit der ganzen Antenne zusammenhängt. Bemerkenswert ist eine Chitinplatte, die häufig in das Innere des zweiten Gliedes vorspringt und meistens dem das dritte Glied bewegenden Muskel als Ansatzstelle dient.

Der Verlauf des Nerven hat ebenfalls eine gewisse Ähnlichkeit mit dem von *Uroptychus*. Meist tritt er gemeinschaftlich mit dem Statocystennerv in die Antenne ein, durchzieht dann das erste und zweite Glied, um sich im dritten Glied in drei Äste aufzuspalten: einer zieht zur Innengeißel, der zweite und mächtigste ist der eigentliche Geruchsnerv und geht zum Lobus osphradicus, während der dritte das Stachelkörbchen innerviert. Die histologischen Verhältnisse im Lobus osphradicus und in den Terminalsträngen, sowie der Bau der Riechhaare sind selbstverständlich denen bei *Uroptychus* völlig gleich. Neu tritt hier das Stachelkörbchen hinzu. Doflein (04) gibt für seine Brachyuren an, daß deren Borsten solid seien und zum mechanischen Schutz der Außengeißel und der Riechhaare dienen sollten. Demgegenüber hatten schon Milne-Edwards und Bouvier (94) behauptet, daß bei den Galatheiden diese Borsten hohl seien und von einem Nerven durchzogen würden. Diese Angaben kann ich durchaus bestätigen. Der an der Basis des dritten Gliedes abzweigende, für das Stachelkörbchen bestimmte Nerv fasert sich gegen das Ende des Gliedes hin aus; jede Fibrille zeigt in ihrem Verlauf eine Sinneszelle und tritt dann in das zugehörige Tasthaar ein, um es in einem Kanal bis fast zu seiner Spitze zu durchziehen. Die Haare haben eine enorm dicke Wandung und zeigen einen central gelegenen, sehr engen Kanal, der eben für die Nervenfaser ausreicht. Besonders auf Schnitten kann man sich leicht über das Vorhandensein dieses Kanals täuschen. Oft zeigt sich statt der einen Sinneszelle unterhalb des Haares eine ganze Gruppe, so daß man manchmal von richtigen accessorischen Tastspindeln sprechen kann (s. z. B. Taf. XXV, Fig. 5, 10). In solchem Falle sind in dem Tasthaarkanal eine der Zahl der in den Spindeln enthaltenen Sinneszellen entsprechende Zahl von Nervenfasern vorhanden. Es ist wohl klar, daß dieser Vermehrung der Sinneszellen für ein Haar eine Verfeinerung der Tastempfindung parallel geht. Diese Tasthaare des Stachelkörbchens zeigen auch insofern noch etwas Besonderes vor den übrigen Tasthaaren der inneren Antenne, als sie zweizeilig gefiedert sind. Ob diese Fiederhärchen dazu dienen, die Tasthaare gegenseitig

zu stützen und so den ganzen Stachelkorb fester und gitterartiger zu machen, oder aber, ob sie die Haare auch gegen die feinsten Berührungen möglichst empfindlich machen sollen, lasse ich dahingestellt. Wahrscheinlich dienen sie gleichzeitig beiden Zwecken.

Wie ich oben schon sagte, ist es eigentlich ungenau, von einem »Stachel«körbchen zu sprechen, da diese Stacheln typische Tastborsten sind. Ich behalte jedoch den Namen bei, weil er einmal gegeben wurde und sich kaum ein andrer, passenderer finden läßt.

Über die Bedeutung des Stachelkörbchens gehen die Ansichten weit auseinander. Während Henderson (88) ihm eine Sinnesfunktion zuschreibt, die die Blindheit bei Tiefseeformen ausgleichen soll, gehen Milne-Edwards und Bouvier (94) etwas weiter, da auch bei gut sehenden Formen (*Munida*, *Petrolisthes*, *Galathea* usw.) dies Stachelkörbchen vorhanden ist. Im Grundgedanken stimmen sie mit Henderson überein, denn auch sie betrachten die Stachelkörbchen als «organes sensoriels accessoires vraisemblablement propres à explorer le milieu retiré où ils vivent». Milne-Edwards und Bouvier glauben also, daß an den inneren Antennen ein besonders differenziertes Sinnesorgan besteht, das auf aus der Ferne kommende Reize reagieren soll. Da dies Organ bei den Tiefseegalatheiden entstanden sein soll, muß es sich einerseits bei diesen vererbt haben, anderseits soll es nach diesen zwei Autoren — ebenfalls durch Vererbung — auf die Flachwasserformen übergegangen sein. Nach ihrer Hypothese muß man also eine doppelte Wanderung der Galatheiden annehmen: zuerst eine Einwanderung aus der Flachsee in die Tiefsee, wo das «organe sensoriel accessoire» erworben wurde, später eine teilweise Rückwanderung ins Flachwasser, wobei dieses accessorische Sinnesorgan erhalten blieb. Häufig müssen dann später noch die «soies antennulaires» rudimentär geworden sein (durch sekundäre Veränderung der Lebensweise?); so findet man nach Milne-Edwards und Bouvier innerhalb der Gattung *Galathea* Formen, die dieses Sinnesorgan besitzen, und andre, die es entbehren.

Aus der Darstellung der beiden genannten Autoren geht nicht klar hervor, ob die Sinnesfunktion den Haaren des Stachelkörbchens oder denen der Außengeißel zukommt. Da sie die Antenne nur morphologisch untersuchten, ist es auch kaum anzunehmen, daß sie einen Unterschied zwischen Riech- und Tasthaaren hätten wahrnehmen können. Sie scheinen aber doch den Sitz dieses Sinnesorgans in die Borsten des Stachelkörbchens zu verlegen, wenn sie sagen, daß «presque toujours ornées de barbules latérales, ces soies antennulaires forment

par leur ensemble autour des deux fouets antennulaires une sorte de capuchon à claire-voie». Daß dieses Organ eine Kappe bilden soll, bestärkt mich noch in der Auffassung, daß es sich bei dem Stachelkörbchen nicht um ein besonderes Sinnesorgan, sondern rein um einen Schutzapparat mit Tastfunktion handelt, der je nach der Lebensweise entstanden ist, sobald sich — bei Schlammbewohnern usw. — ein Bedürfnis dafür zeigte.

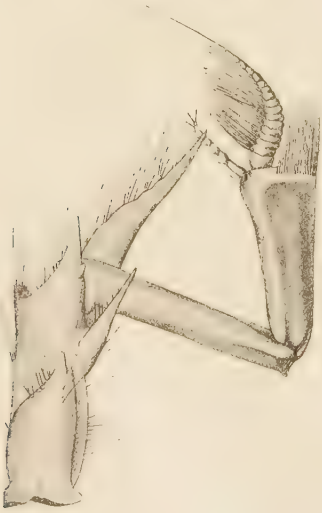
Im übrigen befinden sich Milne-Edwards und Bouvier im Irrtum, wenn sie nur den Galatheiden den Besitz eines solchen Stachelkörbchens zuschreiben, da inzwischen Doflein es auch vielfach bei Brachyuren gefunden hat.

Beschreibung des Baues einiger zum Munidatypus gehöriger Formen.

Munida subrugosa White.

(Textfig. 6 u. 7; Taf. XXV, Fig. 5 u. 6.)

Männchen und Weibchen lagen zur Untersuchung vor. In der äußeren Form ähnlich, zeichnet sich bei annähernd gleicher Größe der untersuchten Tiere die männliche Antenne gegenüber der weiblichen durch eine geringe Vergrößerung aus. Basalglied mächtig ausgebildet, von rechteckigem Querschnitt (auf den Abbildungen Schmalseite dem Beschauer zugekehrt). An seinem distalen Ende Eintiefung als Gelenkpfanne für das zweite Glied. Auf einer Seite kleiner Stachel auf Pfannenrand, etwas tiefer ein zweiter dünner. Auf gleicher Seite Chitinplatte, distal in einen kurzen Stachel auslaufend. Auf der andern Seite der Gelenkpfanne mächtiger Stachel, speziell beim Männchen sehr stark ausgebildet. Auf seiner Innenseite Zacken, durch Höckerchen allmählich zu glatter Schneide übergehend. Beim Weibchen Zacken nur sehr schwach hervortretend. Höckerchen mit Tasthaaren versehen, ebenso Gelenkpfannenrand, die übrigen Stacheln usw. (s. Textfig. 6 u. 7). Zweites Antennalglied langgestreckt und walzenförmig. Das dritte Glied keulenförmig, beim Weibchen plumper als beim Männchen. Am Ende ovale Platte,



Textfig. 7.
Antenne von *Munida subrugosa* ♀.

auf welcher Geißeln und Stachelkörbchen stehen. Außengeißel proximal mit einem sehr großen Glied beginnend, folgende Glieder flach und scheibenförmig, gegen das Ende langgestreckte, schmale Glieder. Zahl bei Männchen und Weibchen 19. Basalglied haarlos, 2.—14. Glied mit Riechhaaren von annähernd gleicher Länge. Zahl in beiden Geschlechtern etwa 100, Dicke 17,5 μ; Länge bei Männchen 1,2 mm, bei Weibchen 0,9 mm. Innengeißel kurz, fünf mit Tasthaaren versehene Glieder.

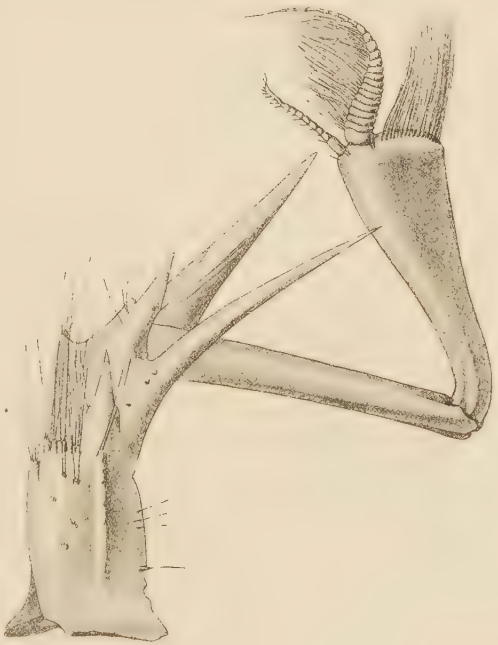
Um die Innengeißel herum auf Endplattenrand wenige kurze Borsten, vielleicht als Analogon zum Stachelkörbchen der Außengeißel aufzufassen. Dieses auf dem Endplattenrand in etwas über Halbkreis stehend. Borstenzahl etwa 35. Tasthaare sind kurz, daher nur ungenügender Schutz; Länge nur 1 mm, Dicke 17—18 μ.

Außengeißel ziemlich groß, so daß Platz für einige Spindeln. Größerer Teil ziemlich kompakten Lobus bildend. Hauptnerv an Basis des dritten Gliedes Nerven für Innengeißel abgebend, in der Mitte dagegen Ast zur Innervierung des Stachelkörbchens. Jeder zu der Borste ziehende Nervenfaden mit kleiner accessorischer Tastspindel aus wenigen Sinneszellen.

Cervimunida princeps Benedict.

(Textfig. 8; Taf. XXV, Fig. 7.)

Äußerlich gewisse Ähnlichkeit mit Antenne von *Munida subrugosa*, doch Stachelbildungen am Basalglied noch bedeutend mächtiger entwickelt. Der große Stachel von *Munida* auch hier mächtig entwickelt, doch glatt und kegelförmig. Der auf der andern Seite der Gelenkpfanne gelegene Stachel ähnlich wie bei *Munida*; der mehr proximale mächtig ausgewachsen. Zwei kolossale Stachelbildungen, zwischen die drittes



Textfig. 8.

Antenne von *Cervimunida princeps*.

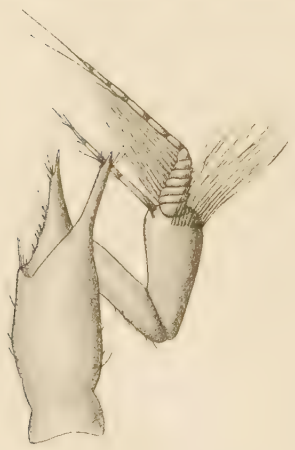
Glied mit Geißeln einklappt. Zweites Glied gerade und rund, drittes proximal schwach gebogen, distal keulig verdickt, so daß ovale Endplatte entsteht. Außengeißel Ähnlichkeit mit der von *Munida* aufweisend. Basalglied mit wenigen Riechhaaren. Ganze Geißel mit 24 Gliedern, letzte acht mit Tast-, alle übrigen mit Riechhaaren. Länge der Riechhaare durchschnittlich 1,5 mm, Zahl etwa 300, Dicke 24 μ. Innengeißel relativ lang, aus neun Gliedern bestehend, von denen erstes und letztes vergrößert; auf allen vereinzelte Tasthaare. Stachelkorb sehr gut ausgebildet, bestehend aus 25 Haaren von 2,25 mm Länge und 40 μ Dicke.

Bemerkenswert sind zwei kleine Muskeln, einer als Strecker des dritten Gliedes, einer zur Bewegung der Innengeißel. Nerventeilung im proximalen Teil des dritten Gliedes. In Außengeißel Platz für sehr viele Riechspindeln, daher nur sehr kleiner Lobus osphradicus. Jeder Nerv für eine Stachelkörbchenborste mit nur einer Sinneszelle.

Galathea australiensis Haswell.

(Textfig. 9; Taf. XXVI. Fig. 1.)

Innere Antenne ganz symmetrisch gebaut, da auf Gelenkpfannenrand jederseits ein langer Stachel, zwischen die das dritte Glied eingeklappt werden kann. Basal- und zweites Glied schwach mit Tasthaaren besetzt. Drittes Glied kurz und distal keulig verdickt. Außengeißel zeigt Sonderung in zwei Abschnitte: sieben kurze, flache Glieder mit Riechhaaren (abgesehen vom Basalglied), und sechs langgestreckte, dünne Glieder mit je einem Tasthaar auf der Innenseite. Riechhaare auf den Gliedern in zwei Reihen. Zahl etwa 85 bei 0,95 mm durchschnittlicher Länge und 14 μ Dicke. Differenzen in der Länge der Riechhaare nur sehr gering. Innengeißel mit vier ganz dünnen, langen Gliedern. Stachelkorb wohl entwickelt, Borstenzahl 20 bei 0,95 mm Länge und 16 μ Dicke.



Textfig. 9.
Antenne von *Galathea australiensis*.

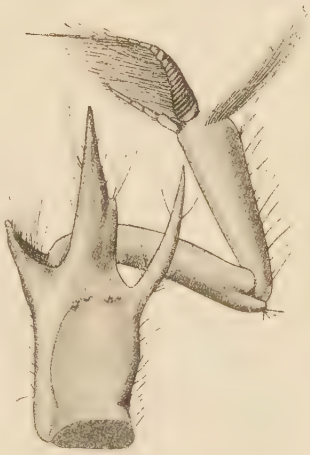
Eine Anzahl Spindeln im proximalen Teil der Außengeißel lagernd, der Rest einen umfangreichen Lobus osphradicus bildend, den größten Teil des dritten Antennalgliedes einnehmend. Auch hier Dreiteilung des Nerven. Zweig für die Innengeißel nur sehr schwach; auch nervöser

Apparat des Stachelkörbchens schwach entwickelt, da jede Nervenfaser nur eine Sinneszelle zu passieren hat.

Munidopsis (Galathodes) regia.

(Textfig. 10; Taf. XXV. Fig. 10.)

Die von mir untersuchten Arten der Gattung *Munidopsis* haben untereinander im Bau der inneren Antennen eine gewisse Ähnlichkeit, und unterscheiden sich in mancher Hinsicht von den übrigen, im Bau mit *Munida* übereinstimmenden Formen. Auch hier mächtige Stachelbildungen auf dem Basalglied, jedoch sämtlich auf der gleichen Seite der Gelenkpfanne. Der innere Stachel stark entwickelt, der äußere dünner und säbelartig gekrümmt. Auch der innere Abschluß der Gelenkpfanne zu stumpfer Spitze ausgezogen. Sämtliche Glieder schwach mit Tasthaaren besetzt. Das dritte Glied lang, von regelmäßigem Umriß, sich gegen das distale Ende allmählich verdickend. Außengeißel lang, Sonderung in zwei Abschnitte wie bei *Galathea australiensis*, doch nicht mit gleicher Deutlichkeit. Die 15 proximalen Glieder sehr flach und scheibenförmig, alle mit Ausnahme des vergrößerten Basalgliedes, in zwei Reihen angeordnete Riechhaare tragend. Die letzten sieben Glieder langgestreckt und dünn, mit in Gruppen angeordneten Tasthaaren versehen. Die zwei Formen von Gliedern der Außengeißel durch allmähliche Übergänge miteinander verbunden. Riechhaarlänge nicht unbedeutend schwankend, im Durchschnitt 1,2 mm bei 17,5 μ Dicke; ihre Zahl: 180—190. Innengeißel bestehend aus vier Gliedern mit einigen kurzen Tastborsten. Stachelkörbchen nicht ganz einen Halbkreis bildend, Haare besonders in der Mitte sehr lang. Durchschnittslänge etwa 1,3 mm bei 15 μ Dicke, Borstenzahl etwa 35.



Textfig. 10.
Antenne von *Munidopsis regia*.

Riechspindeln zu kleinem Teil in den Basalgliedern der Außengeißel, Hauptmasse einen Lobus osphradicus bildend, der in zwei Lappen gespalten. Dies Verhalten, sonst bei Galatheiden nicht beobachtet, von Doflein (04) vielfach für Brachyuren beschrieben. Antennalnerv in drei Teile spaltend: einer für Stachelkörbchen, dessen Nervenstränge

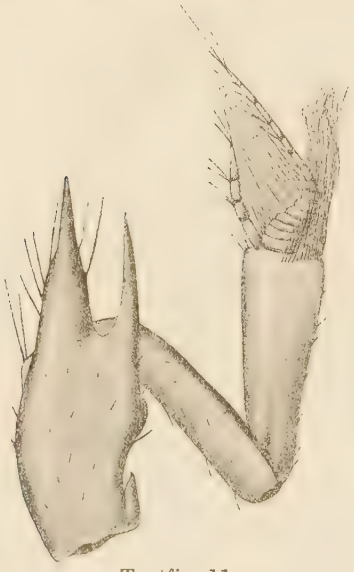
vor dem Eintritt in ihr Haar relativ große accessorische Tastspindeln tragen; mittlerer Teil für einen Lappen des Lobus, dritter Ast für andern Lappen und Innengeißel.

Munidopsis (*Galathodes*) *tridentata* Esmarch.

(Textfig. 11; Taf. XXVI, Fig. 2.)

[Die untersuchten Exemplare stammen aus dem Indischen Ozean und weichen in Kleinigkeiten von der atlantischen Form ab.]

Basalglied der Antenne relativ klein im Verhältnis zu den Endgliedern. Auch hier zwei Stacheln in ähnlicher Ausbildung wie bei *Munidopsis regia*, doch fehlt der ausgezogene Gelenkpfannenrand. Zweites Glied gebogen, drittes gerade, plump und keulig zulaufend. Auf allen Gliedern mehr oder minder starker Tasthaarbesatz. Auch hier Sonderung der Außengeißel in zwei Abschnitte: acht proximale scheibenförmige Glieder mit Riechhaaren und sieben stäbchenförmige Glieder mit Tasthaaren. Zahl der Riechhaare etwa 125 bei 0,8 mm Länge und 10 μ Durchmesser. Innengeißel aus vier kurzen Gliedern mit wenigen Tasthaaren bestehend. Zahl der Borsten im Stachelkörbchen 30, bei 0,8 mm Durchschnittslänge und 16 μ Durchmesser.



Textfig. 11.
Antenne von *Munidopsis tridentata*.

Die Riechspindeln bilden einen großen Lobus, der den größten Teil des dritten Gliedes einnimmt. Eine kompakte Masse bildend, zeigt er proximal einen anschließenden Fortsatz von Spindeln. Gleiche Dreiteilung des Nerven, wie schon öfter beschrieben. Nerv für die Innengeißel sehr schwach, stark dagegen der für den Stachelkorb, dessen einzelne Nervenstränge accessorische Spindeln zu passieren haben.

Munidopsis (*Galathodes*) *stylirostris* Wood-Mason.

(Textfig. 12 u. 13; Taf. XXV, Fig. 8 u. 9.)

Stachelbildungen am Basalglied in beiden Geschlechtern bedeutend schwächer als bei *Munidopsis regia*, obwohl in gleicher Lagerung auf

Gelenkpfannenrand. Das dritte Glied plump und stark keulig angeschwollen. Nur Gelenkpfannenrand stark mit Tasthaaren besetzt. Die Antenne des Männchens im ganzen der des Weibchens um ein geringes an Größe überlegen. Bei diesem nicht so scharf wie beim Männchen Sonderung der Außengeißel in zwei Abschnitte: neun

Textfig. 12.
Antenne von *Munidopsis stylirosiris* ♀.

Textfig. 13.
Endglied mit Geißeln der Antenne von *Munidopsis stilirostris* ♂

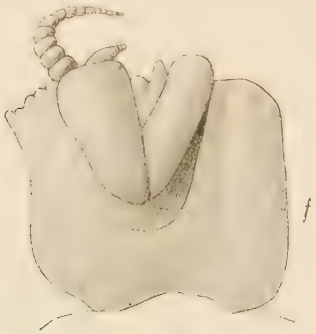
flache Glieder mit Riechhaaren in unregelmäßiger Anordnung, und acht stäbchenförmige, zum Teil sehr lange Glieder. Beim Männchen sind die entsprechenden Zahlen 10 und 9. Beim Weibchen alle Riechhaare etwa von gleicher Länge, beim Männchen dieselbe bis zum sechsten Glied zu-, dann sehr rasch abnehmend. Zahl der Riechhaare beim Männchen etwa 130, Weibchen etwa 115, ihre Länge 0,95 bzw. 1 mm, die Dicke bei beiden 16 μ. Innengeißel aus vier kurzen Gliedern mit spärlichen Tasthaaren bestehend. Stachelkörbchen gut ausgebildet, Borstenzahl in beiden Geschlechtern gleich, etwa 30, die Durchschnittslänge 1,8 mm, die Dicke beim Männchen etwas größer als beim Weibchen, dort 19 μ, hier 17,5 μ.

Der Lobus erscheint sehr kompakt; die Außengeißel enthält nur Terminalnerven. Auch hier die bekannte Dreiteilung des Nerven. Die Nervenstränge des Stachelkörbchens mit accessorischen Tastspindeln versehen.

III. Der Petrolisthestypus.

a. Der Habitus.

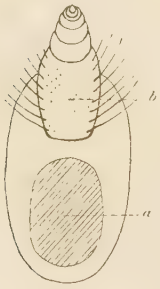
Das Basalglied der inneren Antenne hat hier eine ganz enorme Größe, so daß das zweite und dritte Glied mit den Geißeln als bloße Anhängsel erscheinen (siehe Textfig. 14). Von seiner Breitseite betrachet, ist das erste Glied etwa rechteckig, während es von der Schmalseite gar nicht sonderlich groß aussieht. Es trägt nur kleine Zacken und wenige Tasthaare. Auf



Textfig. 14.
Innere Antenne von *Petrolisthes Lamarcki*. *f*, Furche für die Endglieder.

Textfig. 15.
Antenne von *Petrolisthes Lamarcki*.

der Außenseite ist häufig eine Furche zu erkennen, in die die beiden äußeren Glieder mit den Geißeln geborgen werden können (s. Textfig. 14 *f*).



Textfig. 16.
Endplatte des dritten Gliedes der Antenne von *Petrolisthes* sp. *a*, Ansatzstelle d. Außengeißel; *b*, Basalglied der Innengeißel mit den Tastborsten (z. T. nur ihre Insertion angedeutet).

Interessant ist bei diesen Formen die Gestaltung des dritten Gliedes mit den Geißeln (s. Textfig. 15). Es ist kurz, dick und läuft keulenförmig zu; auch die Außengeißel ist häufig sehr plump. Die Riechhaare zeigen die gewöhnliche Anordnung, und auch ein Stachelkörbchen ist wie bei der *Munida* ähnlichen Formen vorhanden; nur zeigt dieser manchmal die Besonderheit, daß er nicht einheitlich, sondern in mehrere Portionen geteilt ist, die durch borstenlose Stellen voneinander getrennt sind (s. Textfig. 15).

Das Basalglied der Innengeißel ist häufig bedeutend vergrößert und verdickt, und trägt auf der der Außengeißel zugewandten Seite zwei oder mehr Längsreihen von Haaren (s. Textfig. 16). Diese bilden zu beiden Seiten der Außengeißel und der Riechhaare

eine Art schützendes Gitter (s. Textfig. 15, 17). Oft hat dann auch diese Innengeißel ein Stachelkörbchen, das sogar mit dem der Außengeißel verschmelzen kann, so daß dann das dritte Antennalglied einen vollen Kreis von Haaren trägt.

b. Die anatomischen Verhältnisse.

Trotz seiner relativen Größe wird auch hier das Basalglied der Antenne im wesentlichen von der Statocyste und den Muskeln ausgefüllt. Der Lobus osphradicus ist meist groß und nimmt oft den größten Teil des dritten Gliedes ein. Manchmal, wenn sie sehr plump ist, bietet jedoch auch die Außengeißel Platz genug, um einen Teil der Spindeln aufzunehmen. Auch bei *Petrolisthes* findet sich die schon vom *Munida*-Typus her bekannte Dreiteilung des Nerven im basalen Teil des dritten Gliedes. Der von der Teilungsstelle zur Innengeißel ziehende Nerv ist meist ziemlich stark, da er außer den oft sehr zahlreichen Haaren auf dem Basalglied der Innengeißel auch noch den Stachelkorb derselben zu versorgen hat. Jeder Nervenstrang trägt vor seinem Eintritt in das Haar (und zwar gilt das sowohl für die Haare des Stachelkörbchens, als auch für die auf dem Basalglied der Geißel) eine kleinere oder größere accessorische Spindel von Sinneszellen (s. Taf. XXV, Fig. 11). Der mittlere, stärkste Nervenast innerviert, wie auch sonst, den Lobus osphradicus, und der dritte Ast wiederum das Stachelkörbchen der Außengeißel, dessen Nervenstränge auch hier je eine accessorische Spindel zu passieren haben. In ihrem Bau gleichen die Borsten der Stachelkörbchen und die Haare auf dem Basalglied der Innengeißel einander völlig, so daß an ihrer Tastfunktion nicht zu zweifeln ist. Hervorzuheben ist, daß sämtliche Tastborsten, im Gegensatz zu denen des *Munida*-Typus, ohne Fiederhärchen sind.

Beschreibung des Baues einiger zum Petrolisthestypus gehöriger Formen.

Petrolisthes Lamarcki Leach.

(Textfig. 15; Taf. XXVI, Fig. 3.)

Basalglied der Antenne sehr mächtig entwickelt (s. Textfig. 14), hat ovalen Querschnitt und zeigt eine Reihe von Vertiefungen, Rippen und Linien im Chitin. Wichtig ist nur eine Vertiefung zur Aufnahme der Endglieder der Antenne. Auf dem distalen Kamm des ersten Gliedes Höckerchen und Zacken, doch für den Schutz des Geruchsapparates ohne Bedeutung. Von der Schmalseite erscheint das Basalglied klein. Das dritte Glied kurz und stark keulig zulaufend. Die

14 Glieder der Außengeißel einen allmählichen Übergang von flachscheibenförmiger Gestalt zu Stäbchenform. Zweites bis zehntes Glied mit Riechhaaren, deren Zahl 80—90 bei durchschnittlich 0,75 mm Länge und 12—13 μ Dicke. Bei Innengeißel Basalglied enorm verdickt und verlängert, außerdem noch fünf kleine Glieder. Basalglied mit Tasthaaren, anscheinend in sechs Längsreihen angeordnet. Die Haare von drei Reihen schließen die Außengeißel auf der einen, die der übrigen drei auf der andern Seite ein (hierzu auch der Grundriß für *Petrolisthes* sp. in Textfig. 16). Die Zahl dieser Haare etwa 40 bei 0,8 mm Länge und 8 μ Dicke. Die kleinen Glieder der Innengeißel mit wenigen kurzen Tasthärchen. Um die Außengeißel Stachelkörbchen, in drei Teile geteilt (s. Textfig. 15). Borstenzahl etwa 40—45, bei 0,8 mm Länge und 5 μ Dicke. Ebenso Stachelkörbchen um Innengeißel mit etwa 60 außerordentlich dünnen (2 μ), im Durchschnitt 0,5 mm langen Haaren. Sämtliche Tasthaare ungefiedert.

Lobus osphradicus sehr groß, fast den ganzen Raum des dritten Gliedes ausfüllend. Bei der Dreiteilung ein Ast, accessorische Spindeln bildend, zum Stachelkörbchen der Außengeißel, der mittlere zum Lobus, der dritte, relativ stark, zum Stachelkörbchen der Innengeißel und zu den Haaren auf dem Basalglied derselben; für beide werden accessorische Tastspindeln gebildet.

Petrolisthes sp.

(Textfig. 17; Taf. XXV, Fig. 11.)

Die Antenne dieser noch unbestimmten Form hat gewisse Ähnlichkeit mit der von *Petrolisthes Lamarcki*, so in der Form des Basalgliedes usw. Außengeißel außerordentlich dick und plump, mit 18 scheibenförmigen Gliedern, von denen die letzten sechs ohne Riechhaare. Diese auf den Gliedern in unregelmäßigen Gruppen angeordnet. Riechhaarzahl etwa 175, Länge fast 1 mm, Dicke 12 μ. Basalglied der Innengeißel ebenfalls stark vergrößert, zeigt zehn Reihen von Tasthaaren (s. Textfig. 16). Ihre Zahl etwa 80, Länge 1,5 mm, Dicke 8 μ. Außerdem noch sechs kurze Glieder zur Innengeißel gehörend. Stachelkörbchen der Außengeißel in mehreren Reihen angeordnet, Zahl der Borsten etwa 50, bei 0,9 mm Länge und 8 μ Dicke. Sehr nahe an ihn das Stachelkörbchen der Innengeißel anschließend, dessen Haare bedeutend kürzer, 0,2 mm Länge bei 8 μ Dicke; ihre Zahl etwa 30. Bei einzelnen Exemplaren Verschmelzung beider Stachelkörbchen zu vollem Haarkranz.

Wegen Größe und Plumpheit der Außengeißel in ihr Platz für

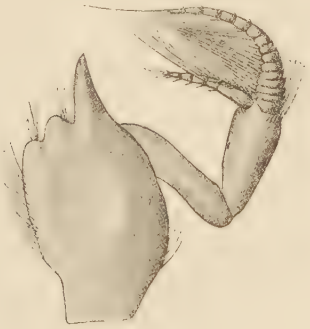
viele Spindeln, der Rest einen ziemlich ansehnlichen Lobus osphradicus bildend. Der nervöse Apparat mit dem von *Petrolisthes Lamarcki* übereinstimmend, um die Spindeln der Tasthaare auf dem Basalglied der Innengeißel einen eignen kleinen Lobus bildend, der noch ein Stück in das dritte Glied der Antenne hinein ragt.

Petrolisthes sp.

(Textfig. 18; Taf. XXVI, Fig. 4.)

Eine noch unbestimmte Form. Basalglied der Antenne mit mehr rechteckigem Durchschnitt, am distalen Ende mit einem kurzen Stachel versehen. Außerdem eine runde, muldenförmige Vertiefung auffallend. Zweites und drittes Glied ziemlich kurz, Außengeißel lang und schlank, bestehend aus 15 Gliedern, von denen das zweite bis elfte mit Riechhaaren versehen. Ihre Zahl ist etwa 160 bei einer Durchschnittslänge von 0,75 mm und 8 μ Dicke. Innengeißel mit fünf Gliedern, von denen das Basalglied bedeutend

Textfig. 17.
Antenne von *Petrolisthes* sp.



Textfig. 18.
Antenne von *Petrolisthes* sp.

in die Länge gestreckt und mit zwei Längsreihen von langen Tasthaaren versehen. Ihre Zahl 22 bei 8 μ Dicke und 0,65 mm Länge. Die Stachelkörbchen sehr schwach entwickelt, nur um die Außengeißel 16 Haare von 0,4 mm Länge und 6,5 μ Dicke, um die Innengeißel nur ein paar ganz kurze Härchen.

Riechspindeln zum kleinsten Teil in Außengeißel, der Rest einen großen, fast das ganze dritte Glied einnehmenden Lobus osphradicus bildend. Wegen schlechter Konservierung ist nicht zu entscheiden,

ob die Stachelkorbnerven accessorische Spindeln tragen. Doch ist dies sicher für die Haare auf dem Basalglied der Innengeißel, also auch für jene wahrscheinlich.

Wechselbeziehungen zwischen der anatomischen Beschaffenheit des Geruchsorgans und der Lebensweise.

Überblickt man die in den vorhergehenden Kapiteln niedergelegten anatomischen Befunde über den Bau des Geruchsorgans, so läßt sich ohne Schwierigkeit eine Reihe verfolgen, die mit den sich an *Uroptychus* anschließenden Formen beginnt und über die *Munida*-ähnlichen Galatheiden und die Arten der Gattung *Munidopsis* zu den *Petrolisthes*-Arten führt.

Nach dem, was man bisher über Sinnesorgane weiß, geht mit der Höherentwicklung eines solchen eine anatomische Differenzierung Hand in Hand. Da uns leider erst sehr wenige experimentelle Untersuchungen über das Geruchsvermögen vorliegen, erscheint es gerechtfertigt, auf Grund anatomischer und histologischer Befunde sich ein Urteil über die Höhe in der Entwicklung eines Geruchsorgans zu bilden. Man darf dabei jedoch nicht aus dem Auge lassen, daß das nur ein Notbehelf ist, so lange uns nicht genaue physiologische Experimente über das Geruchsvermögen aufgeklärt haben. Die Schlüsse, die man aus den Befunden über die Organisationshöhe des Geruchsorgans ziehen kann, erlauben es uns, die untersuchten Formen in eine Reihe einzuordnen.

Ferner liefern uns unsre Kenntnisse über die Biologie dieser Formen, so spärlich sie bis jetzt auch leider noch sind, Material zur Aufstellung einer zweiten Reihe. Ein Vergleich dieser zwei Reihen untereinander wird uns zu gewissen Schlüssen über das Geruchsvermögen berechtigen.

Zur Verwertung anatomischer Befunde zur Beurteilung des Geruchsorgans, wie es in der ersten Reihe geschehen soll, bedarf es der Klarheit über die Art und Weise der Geruchsperception. Dazu muß ich an das anknüpfen, was ich über die Geruchshaare gesagt habe. Ich betonte ausdrücklich, daß die Riechhaare an ihrem Ende geschlossen sind, so daß keine direkte Berührung der riechenden Substanz mit den Nervenenden möglich ist. Auch läßt sich nicht nachweisen, daß die Nervenendigungen des Terminalstranges an das Chitin heran, oder durch dasselbe hindurchtreten. Es bleibt also nichts übrig, als mit Kotte (02) anzunehmen, daß eine Diffusion der riechenden Substanz durch die Chitinlamelle hindurch ins Innere des Haares hinein stattfindet, wo dann die Reizung der Nervenenden erfolgt.

Gilt es nunmehr zu untersuchen, welcher Faktor für eine Erhöhung des Geruchsvermögens von Bedeutung ist, so hat ein Versuch große Wichtigkeit, den Nagel (94) mit *Asellus aquaticus* und *Asellus cavaticus* vornahm. Dieser blinde Höhlenbewohner erwies sich bei einer großen Anzahl von mit verschiedenen Substanzen vorgenommenen Versuchen als bedeutend besser riechend als die gewöhnliche Wasserassel. Bei der näheren Untersuchung der Geruchsorgane dieser Tiere stellte sich heraus, daß die an den inneren Antennen sich befindenden Riechschläuche von *Asellus cavaticus* bedeutend größer waren als bei *Asellus aquaticus*. Es geht daraus hervor, daß mit der höheren Ausbildung des Geruchsorgans eine Vergrößerung der percipierenden Oberfläche Hand in Hand geht. Leider hat Nagel nicht die genaueren anatomischen Verhältnisse der inneren Antenne beider Arten untersucht, und mir war es leider nicht möglich, eine Nachprüfung vorzunehmen. Trotzdem lassen Nagels Befunde einige Schlüsse zu. Der Satz, daß die Größe der percipierenden Oberfläche für das Geruchsvermögen von ausschlaggebender Bedeutung ist, läßt sich wohl mit vollem Recht auch auf die von mir untersuchten Galatheiden übertragen. Es wird deshalb von Wichtigkeit sein, die gesamte percipierende Oberfläche des Geruchsorgans bei den einzelnen Formen zu ermitteln. Dazu muß man die Zahl der Riechhaare und ihre Dimensionen berücksichtigen. Ich betrachte jedes Haar als Cylinder, und berechne die Gesamtoberfläche nach der Formel:

$$\pi \cdot d \cdot l \cdot z,$$

wo d der Durchmesser, l die Durchschnittslänge der Haare und z ihre Zahl ist.

Ferner ist sicher, daß die Größe des Tieres von gewissem Einfluß auf die Ausbildung des Geruchsorgans ist. Ein größeres Tier wird eine größere percipierende Oberfläche haben als ein kleineres. Wie aber diese verschiedene Größe in Rechnung zu setzen ist, ist außerordentlich schwer abzuschätzen. Ich setze die ganze Masse des Tieres in Rechnung und erhalte dann als Geruchsquotient die gesamte percipierende Geruchsoberfläche dividiert durch die Größe des Tieres. Auf diese Weise sind die in beigegebener Tabelle (S. 30) enthaltenen Werte für den Geruchsquotienten entstanden. Ich muß ausdrücklich hervorheben, daß dieselben sehr ungenau sein müssen und nur annähernd ein richtiges Bild geben können, da sowohl die Berechnung der Haaroberfläche aus den einzelnen Faktoren, als auch die Feststellung der

Art	Riechhaar-länge	Riechhaar-dicke	Riechhaar-zahl	Gesamt-oberfläche der Riechhaare	Gewicht in g	Geruchs-quotient
Uroptychus nitidus .	1,5 mm	16 μ	60	4,52	1,25	3,58
Uroptychus gracilimanus	2 mm	19 μ	100	11,94	0,385	21,25
Ptychogaster investigatoris	1 mm	10 μ	100	3,14	0,30	10,53
Galathea australiensis	0,95 mm	14 μ	85	1,67	0,23	7,27
Munida subrugosa ♂	1,2 mm	17,5 μ	100	6,60	9,05	0,73
Munida subrugosa ♀	0,9 mm	17,5 μ	100	4,95	7,15	0,69
Cervimunida princeps	1,5 mm	24 μ	300	33,93	58,5	0,58
Munidopsis regia .	1,2 mm	17,5 μ	185	13,29	4,55	2,95
Munidopsis tridentata	0,8 mm	10 μ	125	4,02	0,75	5,56
Munidopsis stylirostris ♂	0,95 mm	16 μ	130	7,04	1,25	5,56
Munidopsis stylirostris ♀	1 mm	16 μ	115	6,95	2,20	3,28
Petrolisthes Lamarcki	0,75 mm	12,5 μ	85	2,61	1,77	1,48
Petrolisthes sp. . . .	1 mm	12 μ	175	6,59	2.92	2,26
Petrolisthes sp. . . .	0,75 mm	8 μ	160	2,17	0,71	3,04

Größe — durch Wägung der Spiritusexemplare in Luft — unvermeidlichen Fehlern unterworfen ist.

Percipierende Oberfläche und Größe des Tieres sind aber nicht die einzigen Faktoren, die von Einfluß auf die Ausbildung des Geruchsorgans sind; selbstverständlich spielt auch die Zahl der Nervenendigungen in einem Haar eine große Rolle. Denn je mehr Nervenendigungen vorhanden sind, um so feiner ist der Geruch. Eine Voraussetzung ist dabei aber unumgänglich notwendig, die der gleichen Qualität sämtlicher im Haar endigender Nervenfasern. Ohne dieselbe wäre dieser Teil der Untersuchung völlig zwecklos. Die Zahl derselben muß nach dem, was im allgemeinen Teil darüber gesagt wurde, genau mit der Zahl der in einer Riechspindel enthaltenen Sinneszellen übereinstimmen, so daß man diese nur zu zählen braucht. Leider ist das mit großen Schwierigkeiten verbunden, da häufig die Spindeln im Lobus so eng aneinander gedrängt liegen, daß die Grenzen zwischen ihnen unerkennbar sind. Anderseits liegt jede Spindel auch in einer größeren Anzahl von Schnitten, in denen sie schwierig zu identifizieren ist. Es

ist mir deshalb auch nur in relativ wenigen Fällen möglich gewesen, die Zahl der Nervenendigungen festzustellen.

Ich greife nur wenige Formen heraus. 1) *Uroptychus gracilimanus* ist ein Tier, welches nach an andrer Stelle zu gebenden Ausführungen aller Wahrscheinlichkeit nach gut riecht; seine Riechhaare sind von sehr großen Dimensionen: 2 mm lang, 19 μ dick. Dabei beträgt die Zahl der Spindelzellen etwa 350. 2) *Ptychogaster investigatoris* riecht wahrscheinlich ebenfalls sehr gut; die Riechhaare sind klein: 1 mm lang, 10 μ dick. Die Zahl der Sinneszellen ist etwa 250. 3) *Munida subrugosa* riecht schlecht; ihre Riechhaare sind 1,2 mm lang und 17,5 μ dick, also relativ groß; die Zahl der Sinneszellen ist etwa 275. 4) *Petrolisthes Lamarcki* riecht relativ schlecht; die Riechhaardimensionen sind gering: Länge 0,75 mm, Dicke 13 μ; die Zahl der Sinneszellen ist etwa 200. Man findet also die meisten Nervenendigungen für ein Haar bei gut riechenden Tieren mit großen Haaren (*Uroptychus gracilimanus*); eine mittlere Zahl einerseits bei gut riechenden Tieren mit kleinen Haaren (*Ptychogaster investigatoris*) und anderseits bei schlechtriechenden Tieren mit großen Haaren (*Munida subrugosa*); endlich eine geringe Zahl bei schlechtriechenden Tieren mit kleinen Haaren (*Petrolisthes Lamarcki*). Bei zwei Tieren mit gleichem Geruchsvermögen muß das eine mit längeren, dickeren Riechhaaren in denselben mehr Nervenendigungen haben, als das andre mit Riechhaaren von kleineren Dimensionen. Haben anderseits zwei Tiere gleichgroße Riechhaare, so muß das besser riechende in ihnen mehr Nervenenden besitzen als ein schlechtriechendes. Es zieht also eine Vergrößerung der Geruchsoberfläche mit Notwendigkeit eine Vermehrung der Nervenenden nach sich, soweit nach den Befunden ein Urteil darüber überhaupt möglich ist. Da beide Faktoren stets gleichzeitig und im gleichen Sinne das Geruchsvermögen beeinflussen, genügt es für die Betrachtung der Organisationshöhe desselben nur einen heranzuziehen, wozu ich die percipierende Oberfläche gewählt habe, da die Zahlen für sie genauer und vollständiger sind.

Nach der Tabelle lassen sich leicht vier Gruppen trennen: die erste mit dem größten Geruchsquotienten umfaßt die sich an *Uroptychus* anschließenden Formen und *Galathea australiensis*, die man eigentlich in der Gruppe der *Munida*-ähnlichen Formen erwarten sollte. Die dritte hat einen mittleren Geruchsquotienten; sie umfaßt die Arten der Gattung *Munidopsis*. Bei der vierten ist er schon recht klein: der Gattung *Petrolisthes*. Am kleinsten ist er bei der an zweite Stelle gestellten *Munida* und *Cervimunida*.

Ehe ich auf dies Ergebnis weiter eingehen kann, muß ich mich noch der zweiten Reihe zuwenden, in der versucht werden soll, aus biologischen Befunden einen Rückschluß auf die Höhe der Ausbildung des Geruchsorgans zu machen.

Die erste Gruppe umfaßt *Uroptychus gracilimanus*, *Uroptychus nitidus*, *Ptychogaster investigatoris* und *Galathea australiensis*. Abgesehen von dieser Form, zeichnet sich die Gruppe in ihrem Bau vor allem durch die enorme Entwicklung der Scheren aus, gegen die die Masse des Körpers ganz zurücktritt. Sie leben kletternd auf Gorgoniden- und Pennatulidenrasen und wohl auch auf andern sessilen Tierformen am Grunde des Meeres. Das Vorkommen dieser Galatheidengruppe der Tiefe nach schwankt zwischen 300 und 800 m, also Tiefen, in die das Tageslicht nur mehr unvollkommen eindringt. Bekanntlich stößt man bei allen Tieren im Meer mit zunehmender Tiefe einerseits auf solche, die, um aus den geringen noch vorhandenen Lichtmengen Nutzen zu ziehen, ihre Augen excessiv vergrößern; andre lassen sie dagegen in gleicher Tiefe verkümmern. Bei den *Uroptychus*-Formen erblicken wir den Beginn des Rudimentärwerdens. Die Augen sind wahrscheinlich nicht in dem Maße funktionsfähig, wie ein normales Crustaceenauge, da meist Pigmentmangel vorliegt. Das Auge hat nicht die bekannte samtschwarze Farbe, sondern zeigt ein lichtes Braun oder Gelb. Es sind sogenannte Dämmerungsaugen.

Da das Auge nicht leisten kann, was ein normales Auge zu leisten vermag, muß man eine höhere Ausbildung der übrigen Sinnesorgane erwarten. Die lebhafte Bewegung dieser Tiere in einer Umgebung, zu der das Wasser freien Zutritt hat, wird speziell die höhere Ausbildung des Geruchsorgans begünstigen. Daß es sich um sehr gut angepaßte Formen handelt, geht daraus hervor, daß sie meist in großen Mengen gefangen werden.

Eine Ausnahmestellung nimmt *Galathea australiensis* ein. Die Gattung *Galathea* gleicht in ihrem Habitus sehr den nachher zu besprechenden *Munida*-ähnlichen Formen, und ihre Arten führen sämtlich die gleiche Lebensweise, unter Steinen, auf Spongien usw., oder auch im Schlamm eingewühlt. Von den genauer bekannten Formen macht einzig und allein *Galathea australiensis* eine Ausnahme, indem sie in ihrer Lebensweise fast genau mit *Uroptychus* übereinstimmt. Infolgedessen mußte in diesem Falle auch das Geruchsorgan sich dieser veränderten Lebensweise anpassen.

Die Gattungen *Munida* und *Cervimunida*, die die zweite Gruppe bilden, haben einen plumpen Körper, aber gut entwickelte Scheren.

Sie leben auf felsigem Boden, unter Steinen usw. Ihr Vorkommen reicht von der Küste bis in Tiefen von ein paar hundert Metern. Die Augen von *Munida subrugosa* aus 10 m Tiefe sind normal, diejenigen von *Cervimunida princeps* aus 200 m dagegen bedeutend vergrößert. Das gleiche weiß man von einer Reihe andrer hierher gehöriger Formen. So zeigt nach einer mündlichen Mitteilung Herrn Prof. Dofleins die mit vergrößerten Augen versehene *Munida bamffica* ein außerordentlich feines Lichtreaktionsvermögen. Das weist darauf hin, daß diese Tiere zur Orientierung im wesentlichen den Gesichtssinn benutzen. Man muß demnach ein nicht sehr stark entwickeltes Geruchsorgan erwarten. Daß es trotzdem von relativ hoher Bedeutung für das Tier sein muß, geht daraus hervor, daß es durch das Stachelkörbchen und die Stacheln am Basalglied der Antenne geschützt ist. Es ist klar, daß bei solchen Formen, die unter Steinen leben und auf dem felsigen Meeresgrunde herumkriechen, die Gefahr, daß die überaus zarten Riechhaare verletzt werden, ungleich größer ist, als bei den *Uroptychus*-artigen Formen. So hat hier das Schutzbedürfnis dahin gewirkt, daß ein Schutzapparat entstanden ist.

Kommen wir nunmehr zu der dritten Gruppe, den Arten der Gattung *Munidopsis*, so finden wir plumpe Körper mit relativ schwachen Beinen und Scheren, verglichen mit denen von *Uroptychus*. Die Tiere führen ein fast sessiles Leben, im Schlamm eingewühlt. Da auch sie sich aller Wahrscheinlichkeit nach von dem sogenannten organischen Regen nähren, d. h. Resten von in höheren Wasserschichten abgestorbenen Lebewesen, kann man sie in ihrer Ernährungsbiologie entfernt mit festgewachsenen Tieren vergleichen. Die von mir untersuchten Vertreter der Gattung *Munidopsis* stammen aus 600 bis 1840 m Tiefe. Sie zeigen völlig pigmentlose Augen, die zum Teil sogar rudimentär sind, woraus man wohl den Schluß auf totale Blindheit oder wenigstens sehr geringes Lichtwahrnehmungsvermögen ziehen darf. Sollte man einerseits bei einer blinden Form ein höheres Geruchsvermögen zu finden erwarten, als z. B. bei den *Uroptychus*-Formen, so kann man anderseits nicht verkennen, daß die träge Lebensweise der Verbesserung des Geruchsorgans entgegenarbeitet. Man darf also nicht darauf rechnen, ein besonders hoch entwickeltes Geruchsorgan zu finden. Eine große Rolle wird dagegen der Geruch bei diesen blinden Formen im Geschlechtsleben spielen, denn er allein läßt die Geschlechter sich finden. So wird man eine Differenz im Geruchsvermögen zwischen Männchen und Weibchen erwarten dürfen, während das bei gut sehenden Formen, wie *Munida* nicht der Fall zu sein braucht.

Was endlich die letzte Gruppe der zur Gattung *Petrolisthes* gehörigen Arten anbetrifft, so zeigen sie in ihrem Habitus bedeutende Abweichungen von den übrigen Galatheiden, und nähern sich viel mehr den Brachyuren. Der Körper ist breit und flach, der Schwanz ist schwach entwickelt und wird unter dem Rumpf eingeschlagen getragen. Da diese Krebse nahe der Oberfläche leben, haben ihre Augen normale Ausbildung. Infolgedessen wird man auch ein mittleres Geruchsvermögen erwarten können. Die Tiere kommen meist in Riffgegenden vor, wo sie manchmal sich im Kalksand und unter den von der Brandung abgebrochenen Korallenstücken einwühlen, manchmal auch in den Löchern der Korallenfelsen leben. Bei solcher Lebensweise, und da sie außerdem noch häufig starkem Wellenschlag ausgesetzt sind, ist die Gefahr der Verletzung der Riechhaare außerordentlich groß; daher ist es zu erklären, daß die Schutzhaare eine so enorm starke Entwicklung aufweisen, wie im speziellen Teil geschildert wurde.

Überblickt man die zwei Reihen, deren eine die aus den anatomischen Befunden auf das Geruchsorgan gezogenen Schlüsse enthält, während wir bei der andern von der Biologie ausgingen, so findet man Zug für Zug eine große Übereinstimmung.

Bei den *Uroptychus*-ähnlichen Formen ist im allgemeinen der Geruchsquotient sehr hoch, was mit der guten Ausbildung des Geruchsorgans nach der Lebensweise dieser Formen übereinstimmt. In beiden Reihen mußte *Galathea australiensis* zu dieser Gruppe gestellt werden.

Bei der zweiten Gruppe — *Munida* und *Cervimunida* umfassend — zeigt der kleine Geruchsquotient tatsächlich die geringe Höhe in der Organisation des Geruchsorgans an, wie sie nach den biologischen Befunden zu erwarten war.

Auch in der dritten Gruppe ist die Übereinstimmung eine vorzügliche. Als Ersatz für den Verlust des Auges zeigt das Geruchsorgan eine relativ hohe Stufe der Ausbildung, doch wäre sie noch höher, wenn nicht die träge Lebensweise dem entgegenwirkte. Der Geruchsquotient läßt einen deutlichen Unterschied im Geruchsvermögen zwischen Männchen und Weibchen erkennen, was z. B. bei *Munida subrugosa* nicht der Fall ist.

Auch die letzte Gruppe der *Petrolisthes*-Arten zeigt tatsächlich nach Angabe des Geruchsquotienten die nach den biologischen Befunden zu fordernde mittlere Ausbildung.

Diese vorzügliche Übereinstimmung zwischen den biologischen Verhältnissen und den aus den anatomischen und histologischen

Befunden gezogenen Schlüssen, rechtfertigen diese und geben ihnen einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit.

Zum Schluß fasse ich kurz die Ergebnisse meiner Untersuchung zusammen:

Kann ein in der Tiefsee lebendes Tier die ihm zu Gebote stehende geringe Lichtmenge nicht ausnutzen, und degeneriert das Auge infolgedessen, so tritt als Ersatz dafür das Geruchsorgan ein und erfährt dann eine um so höhere Ausbildung.

Es läßt sich jedoch nachweisen, daß auch bei nicht ständig im Dunkeln lebenden Formen besondere Lebensgewohnheiten ebenfalls eine erhöhte Ausbildung des Geruchsorgans bedingen können.

Im Falle besondere biologische Bedingungen eine große mechanische Gefährdung des Geruchsorgans veranlassen, wird ein mehr oder minder komplizierter Schutzapparat ausgebildet.

Nach Abschluß vorliegender Arbeit wurde ich durch eine Mitteilung Kapterews (Biol. Centralblatt 1910, Bd. XXX, Nr. 7) auf eine Arbeit von A. Viré, La faune souteraine de France, Paris 1900, aufmerksam gemacht. Leider war mir das Buch nicht zugänglich, so daß ich auf die knappe Angabe Kapterews angewiesen bin. Viré hat *Asellus aquaticus* 15 Monate lang im Dunkeln gehalten und fand, daß nach Ablauf dieser Zeit die Riechkolben etwa dreimal länger geworden waren. Es ist mir diese Angabe eine willkommene Bestätigung meiner Auffassung, daß eine Verbesserung des Geruchsorgans mit einer Vergrößerung der percipierenden Oberfläche Hand in Hand geht. Außerdem ist hierdurch der experimentelle Beweis dafür geliefert, daß bei Aufhören der Funktion des Auges das Geruchsorgan an seine Stelle tritt und eine um so höhere Ausbildung erfährt.

München, im September 1910.

Literaturverzeichnis.

A. Bethe (95), Studien über das Centralnervensystem von Carcinus maenas, usw. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLIV.

— (97), Das Nervensystem von Carcinus maenas. I. Teil, 1. u. 2. Mitteilung. Ebenda Bd. L.

— (98), Dasselbe II. Teil, 3. Mitteilung. Ebenda Bd. LI.

C. Claus (60), Über die blassen Kolben und Cylinder von Cyclops. In: Würzburger naturw. Zeitschr. Bd. I.
— (76), Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVII.
— (79), Der Organismus der Phronimiden. In: Arbeiten aus dem zoolog. Institut Wien. Bd. II.
— (91), Über das Verhalten der nervösen Endapparate an den Sinneshaaren der Crustaceen. In: Zool. Anz. Bd. XIV.
C. Chun (89), Das Männchen der Phronima sedentaria usw. In: Zool. Anz. Jahrg. XII.
— (96), Atlantis. Bibliotheca zoologica. Bd. VII. Hft. 19.
F. Doflein (04), Brachyura. In: Wissenschaftl. Ergebn. der Deutschen Tiefsee-Exped. 1898—99. Bd. VI.
J. R. Henderson (88), Report on the Anomura. In: Challenger Report, Zoology. Vol. XXVII.
V. Hensen (63), Studien über das Gehörorgan der Decapoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIII.
E. Kotte (02), Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane usw. Zool. Jahrb. Bd. XVII.
K. Kraepelin (83), Über die Geruchsorgane der Gliedertiere. Oster-Programm des Realgymnasiums des Johanneums, Hamburg.
F. Leydig (60), Über Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten. Archiv für Anat. u. Physiol.
— (86), Die Hautsinnesorgane der Arthropoden. Zool. Anz. Bd. IX.
K. May (87), Über das Geruchsvermögen der Krebse usw. Inaug.-Diss. Kiel.
A. Milne-Edwards et E. L. Bouvier (94), Considérations générales sur la Famille des Galathéides. Annales des Sciences nat., Zoologie. 7ième Sér. Tome XVI.
W. Nagel (94), Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über Geruchs- und Geschmackssinn usw. Bibl. Zool. Vol. VII. Hft. 18.
Rougemont (75), Naturgeschichte des Gammarus puteanus. Diss. München.
O. vom Rath (91), Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen. Zool. Anz. Bd. XIV.
— (92), Über die von Claus beschriebenen Nervenendigungen in den Sinneshaaren der Crustaceen. Ebenda. Bd. XV.
— (94), Über Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden usw. Ber. d. naturf. Ges. Freiburg i./Br. Bd. IX. Hft. 2.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind bei schwacher Vergrößerung mit dem Zeichenapparat entworfen. Die Farben sind schematisch.

Gemeinsame Bezeichnungen:

h, Riechhaar;
ts, Terminalstrang;
tn, Terminalnerv;
n, Kern einer Neurilemmzelle;

s, Riechspindeln;
l, Lobus osphradicus;
rn, Riechnerv;
m, Matrixzelle;
ch, Chitin;
ms, Muskeln;
st, Statocyste;
t, Tastspindel;
sk, Stachelkörbchen.

Tafel XXV.

Fig. 1. Schnitt durch die innere Antenne von *Stenorhynchus phalangium* (das Bindegewebe ist fortgelassen).
Fig. 2. Totalpräparat der Antenne von *Uroptychus nitidus*.
Fig. 3. Ebenso von *Uroptychus gracilimanus*.
Fig. 4. Ebenso von *Ptychogaster investigatoris*.
Fig. 5. Ebenso von *Munida subrugosa* ♂.
Fig. 6. Ebenso von *Munida subrugosa* ♀.
Fig. 7. Ebenso von *Cervimunida princeps*.
Fig. 8. Ebenso von *Munidopsis stylirostris* ♀.
Fig. 9. Ebenso von *Munidopsis stylirostris* ♂.
Fig. 10. Ebenso von *Munidopsis regia*.
Fig. 11. Ebenso von *Petrolisthes* sp.

Tafel XXVI.

Fig. 1. Totalpräparat der inneren Antenne von *Galathea australiensis*.
Fig. 2. Ebenso von *Munidopsis tridentata*.
Fig. 3. Ebenso von *Petrolisthes Lamarcki*.
Fig. 4. Ebenso von *Petrolisthes* sp.

Lebenslauf.

Als Sohn des Kaufmanns Friedrich Carl Marcus und seiner Frau Harriet, geb. Duncker, wurde ich, Kurt Otto Marcus, am 14. Januar 1888 zu Hamburg geboren. Ich besuchte von Ostern 1894—1903 die Realschule am Lübeckerthore zu Hamburg und ging nach bestandener Prüfung für den Einjährig-Freiwilligendienst an die Oberrealschule Uhlenhorst über, die ich Ostern 1906 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Ich bezog die Universität Tübingen, wo ich Vorlesungen bei den Herren Dozenten Blochmann, Bürker, Hesse, Koken, Paschen, Sapper, Sommerfeldt, Stahl, Vöchting und Wislicenius hörte. Vom 1. April 1906 bis 1907 genügte ich dort auch meiner Dienstpflicht als Einjährig-Freiwilliger. Im Wintersemester 1907/08 siedelte ich nach München über, wo ich Herrn Geheimrat Hertwig meine Einführung in die Probleme der Zoologie zu verdanken habe. Ich bin in München bis zum Wintersemester 1909/10 geblieben, und hatte Vorlesungen, bzw. Übungen belegt bei folgenden Herren Dozenten: Cornelius, Doflein, Drygalski, Goebel, Goldschmidt, Hertwig, Maas, Rothpletz.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Kurt Marcus gez.

Verlag v. Wi

m in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Kurt Marcus gez.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. F. A. Funke Leipzig